

Die Wirbelsäule der Gymnophionen.

Von

Karl Peter.

Aus dem anatomischen Institut der Universität Freiburg i. B.

I. Historisches.

Die Stellung der Gymnophionen im System der Vertebraten ist von jeher eine sehr unsichere und abgesonderte gewesen. Während die Gymnophionen früher, von CUVIER, FITZINGER, BONAPARTE, den Reptilien zugewiesen worden waren, zeigte DUMÉRIL 1807 zuerst ihre nähere Verwandtschaft mit den Amphibien. WAGLER stellte sie 1830 allen übrigen Amphibien, die er *Ranae* nannte, als gleichwertig gegenüber, vermutete aber schon, u. A. „aus der Gestalt der Rückenwirbel und der Art des Zusammenhangs unter sich“, ihre verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Urodelen, speziell den Derotremen. DUMÉRIL und BIBRON schlossen sich seiner Einteilung in ihrer *Erpétologie générale* 1841 an, später bildete man allgemein aus den Amphibien drei gleichgestellte Gruppen, die der *Apoda*, *Caudata* und *Batrachia*. WIEDERSHEIM (31) raubte den Caecilien in seiner „Anatomie der Gymnophionen“ definitiv ihre exceptionelle Stellung, wies sie den Urodelen zu, betonte ihre Aehnlichkeit mit den Derotremen und suchte ihre Vorfahren in den Stegocephalen, im besonderen den Labyrinthodonten. COPE (4) sprach sich ebenso bestimmt für die Zusammengehörigkeit der Caecilien und Urodelen aus, indem er erstere durch die Urodela und Proteida von den Stegocephalen abstammen lässt, die andererseits direkte Stammeltern der Anura seien. Später (5) ging er noch weiter: er stellte sie mit den Amphiumiden zusammen. Die Vettern SARASIN (27) glaubten endlich auf Grund übereinstimmender entwicklungsgeschichtlicher

und biologischer Thatsachen in den Amphiumiden die Larven der Gymnophionen erblicken zu können, die durch Neotenie auf dieser niedrigen Stufe stehen blieben. Der Gedanke, *Amphiuma* als geschlechtsreif gewordene Larve höher entwickelter Amphibien anzusehen, lag schon nicht fern, wenn man seine Aehnlichkeit mit dem Larvenstadium der Salamandrinen in Betracht zog. Als nun FILIPPI geschlechtsreife Larven von *Triton alpestris* auffand, und andererseits DUMÉRIL und Erl. v. CHAUVIN die Umwandlung des *Siredon* in *Amblystoma* beobachteten, schien die Ansicht, dass die gesammten Perennibranchiaten und Derotremen nichts anderes als Larven seien, gewiss berechtigt. COPE glaubte weiter in *Batrachoseps* die entwickelte Form von *Menobranchnus* gefunden zu haben, und *Siren* wird von WILDER (36) „a larval form, like Siredon, but a degenerate and modified one“ genannt. Auch der Umstand, dass die Gymnophionen anscheinend auf einer noch niedrigeren Stufe stehen, als die Ichthyoden, würde nichts gegen COPE's Ansicht beweisen; sehen wir doch z. B. bei den Krebsen noch viel weitergehende Rückbildungen des reifen Thieres (*Peltogaster*, *Sacculina*, *Lernanthropus* etc.), das oft nur einen unförmlichen eiergefüllten Sack vorstellt, während die Naupliuslarven verhältnissmässig hoch organisirt sind.

Ist COPE's Hypothese richtig, so müssen wir in den Organen, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung sich von grosser Konstanz zeigen, die Verwandtschaft der Amphiumiden und Caecilien beweisen können, andererseits aber die Abweichungen an diesen und die Verschiedenheiten im übrigen Bau durch Anpassung an eine veränderte Lebensweise erklären. Zu den erstgenannten Organen gehört neben dem Nervensystem das Skelet. Dieses erleidet natürlich auch Umwandlungen gemäss der Umbildung des ganzen Körpers, immerhin aber berechtigt seine relative Gleichartigkeit durch die Klasse der Vertebraten hindurch zu der Annahme, dass es die Charaktere seiner Vorfahren mehr oder weniger treu bewahrt und so von grosser Bedeutung für die Verwandtschaftsfrage ist. In noch höherem Grade gilt dies von der Wirbelsäule, als dem ältesten Theile des „inneren Skeletes“.

Die folgenden Beobachtungen erstrecken sich auf die Wirbelsäule der Gymnophionen. Schon WIEDERSHEIM betont ihre Aehnlichkeit mit der der meisten Urodelen im Gegensatz zu der Verschiedenheit in anderen Organen; immerhin finden sich bedeutende Abweichungen vom gewöhnlichen Amphibientypus, zu deren Verständniss andere Urodelenordnungen, besonders Derotremen und Perenni-

branchiaten zur Untersuchung hinzugezogen werden mussten. Doch auch diese besonderen Eigenschaften lassen sich, wie ich glaube, durch die Lebensweise der Blindwühlen erklären. Leider wissen wir von ihnen wenig mehr, als dass sie ein unterirdisches, grabendes Leben führen, allein hier erleichtert uns der Vergleich mit zwei ganz entfernt stehenden Reptiliengattungen von gleicher Lebensweise, den Typhlopiden und Amphisbaeniden, die Zurückführung mancher Eigentümlichkeit auf das Grabgeschäft; es leuchtet ein, dass die Analogien, welche diese mit unseren Schleichenlurchen darbieten, nur auf konvergenter Anpassung und nie auf Rückschlag oder gleicher Abstammung beruhen können.

II. Allgemeine Gestalt der Wirbelsäule und Wirbel.

Was zunächst die allgemeine Gestalt der Wirbelsäule der Gymnophionen anbetrifft, so fällt die Gleichmässigkeit und grosse Zahl der Wirbel sowie das Fehlen eines Schwanzteils auf. Wir können nur einen Atlas und Rumpfwirbel unterscheiden. Dies hängt zum Teil mit dem Verlust der Extremitäten zusammen und findet sich mehr oder weniger ausgeprägt bei allen fusslosen Kriechtieren; da Schulter- und Beckengürtel ihren Einfluss auf die Gestaltung des Axenskelets aufgaben, kehrte dieses zur ursprünglichen Einförmigkeit zurück — eine besondere Ausbildung eines Sakralwirbels wäre unnötig oder hinderlich gewesen, und die Verschiedenheit schwand daher.

Grabende Tiere bedurften ferner des langen Steuerschwanzes nicht. Er war ihnen im Gegenteil beim Wühlen im Wege, bildete sich allmählich zurück, und es entstand so ein nützliches Organ: ein kurzer starker Stummel, der ein Anstemmen erlaubte und das Graben erleichterte. So sehen wir bei den Doppelschleichen, Typhlopiden und Gymnophionen gleichmässig den Schwanz rückgebildet. Zwar finden sich bei letzteren hinter der Analöffnung meist noch einige Wirbel (ich fand bei *Siphonops annulatus* 5, 4, 0, bei *Ichthyophis glutinosus* 5, bei *Siphonops indistinctus* keinen), allein diese sind ganz rudimentär, und bei dem völligen Mangel unterer Bogen ist man wohl nicht berechtigt, sie als Schwanzwirbel denen des Rumpfes gegenüberzustellen. Auch tragen sie bis zum letzten Rippen.

Eine grosse Wirbelzahl zeigen alle Kriechtiere, die der Extremitäten entbehren, und so hat auch dieser Befund bei den Gymnophionen für uns nichts Ueberraschendes. Je mehr die Gliedmassen eine regressive Metamorphose eingingen, desto mehr mussten andere

Teile das Geschäft der Lokomotion übernehmen; in erster Linie musste die Wirbelsäule der schlängelnden Bewegung angepasst werden, was durch eine möglichst grosse Zahl von Wirbeln und dadurch geschaffenen Gelenken erreicht wurde. Recht gut wird dies Verhältniss durch die Amphibien selbst illustriert. Der Frosch, dessen Extremitäten am meisten ausgebildet sind, besitzt neun Wirbel, der Triton 40—60; *Proteus* hat schon rudimentäre Gliedmassen und infolgedessen 60 Wirbel, endlich giebt WIEDERSHEIM (32) bei den Gymnophionen die Gesamtzahl auf über 250 an! Ich selbst habe diese Zahl nie erreicht gefunden, sondern zählte bei

<i>Ichthyophis glutinosus</i>	101, 120 Wirbel,
<i>Siphonops annulatus</i>	96, 92, 90, 86, 79 Wirbel,
„ <i>indistinctus</i>	100, 95, 89 Wirbel,
„ <i>thomensis</i>	189 Wirbel,

endlich bei

<i>Caecilia rostrata</i>	150 Wirbel.
--------------------------	-------------

Indess überschritt kein Exemplar eine Körperlänge von 40 cm (*Siphonops thomensis*).

Betrachten wir den einzelnen Wirbel, so springt beim Vergleich mit anderen Urodelenwirbeln seine Kleinheit und Zartheit, sein tief amphicoeler Charakter sowie die schwache Entwicklung seitlicher Fortsätze ins Auge, während die zur Verbindung der einzelnen Wirbel unter sich ungewöhnlich stark sind.

Die Kleinheit entspricht dem oben erwähnten Prinzip, möglichst viel Gelenke an einer Wirbelsäule von bestimmter Länge anzubringen; die übrigen Punkte beruhen auf der Entwicklung des Hautpanzers und des starken Hautmuskelschlauchs. Schon CARTIER (3) betont, dass die Gestaltung der Wirbelsäule hauptsächlich von der Ausbildung des Muskelsystems abhängig ist, und zwar wie ich glaube, am meisten von der der Hautmuskeln. Wie die Ausbildung derselben zu denken ist, hat SMALIAN (28) in seiner Arbeit über das Muskelsystem der Amphisbäniden klar dargestellt: „Mit dem Verluste der Extremitäten mussten andere Teile des Körpers mit dem Substrat, auf dem eine Bewegung auszuführen war, in Berührung treten, und diese mussten beweglich werden“. So finden wir eine „enorme Ausbildung der Skelethautmuskulatur an Bauch und Seiten bei Amphisbänen und Schlangen, bei ersteren auch auf dem Rücken“. Analog finden wir auch rings unter der Haut der Caecilien einen starken Muskelschlauch. Mit der Ausbildung dieses gleichmässigen Hautmuskelsystems ging natürlich Hand in Hand eine Rückbildung

der an den verschiedenen Seiten ungleichmässig entwickelten Skelettmuskeln. Auch die schlängelnde Bewegung wird ihren Einfluss auf die Umbildung der letzteren ausgeübt haben. Da nun die Knochenfortsätze durch Muskelzug entstanden, so wird mit der Atrophie der aktiven Bewegungsorgane auch eine regressive Metamorphose der Wirbelfortsätze sich geltend machen, wie wir sie bei unseren Apoden so ausgeprägt finden. Während bei Ophidiern die starke Ausbildung der tiefen Rückenmuskulatur einen hohen Dornfortsatz des Bogens bedingt, wird bei Kriechtieren, die auf allen Seiten von dem gleichmässigen Medium der Erde umgeben sind, der hohe Kamm immer niedriger und schwindet; STANNIUS (29) erwähnt seine geringe Ausbildung für viele Angiostomata, dasselbe findet sich bei Doppelschleichen und Schleichenlurchen, für welche letztere WIEDERSHEIM ausdrücklich eine schwache Entwicklung der Rückenmuskeln hervorhebt. In demselben Masse verkleinern sich mit den Rippen die Querfortsätze oder werden zur festeren Verbindung der Wirbel unter sich benützt — so wird an den Wirbeln eine Gleichmässigkeit der Gestalt angestrebt, die in den extremsten Fällen einen cylinderförmigen Körper ergäbe; bei den Gymnophionen gleichen sie noch einer dreikantigen Säule.

Das Hautskelet hat aber noch weiteren Einfluss auf die Wirbelsäule. Indem es nämlich die eigentliche Funktion des Axenskelets, den Körper zu stützen, übernahm, mussten sich auch regressive Veränderungen an letzterem in der Richtung geltend machen, dass die starken Knochen feiner und zarter wurden. Eine weiter gehende Verknöcherung, wie wir sie bei Salamandern und selbst Derotremen finden, war unnötig und unterblieb, und das mag ein Grund dafür sein, dass die Chorda sich ununterbrochen durch den Wirbelkörper hindurchzieht, und letzterer nur einen schmalen Doppelkegel forniert. Die Wirbelsäule dient nur zum Schutze des Rückenmarks, nicht mehr als Stützorgan und kann deshalb ihre Funktion auch in Form eines zarten Knochenringes ausüben. *Amphiuma* repräsentirt hierin eine höhere Stufe, da das Axenskelet bei der weichen Haut zur Stütze des Körpers dienen und sich stärker ausbilden musste. Es wird wohl, wenn man von den Gymnophionen als dem niedersten Typus der Urodelen spricht, der grösste Teil dieser primitiven Charaktere auf Rückschlag beruhen; denn da PARKER (26) sagt: „we may possibly have to look for their ancestors (i. e. of the amphibia) amongst forms resembling the larvae of the amphibia“, so werden wir die Vorfahren der heutigen Amphibien in molchähnlichen Formen zu

suchen haben, bei denen die Wirbelsäule noch ihre eigentliche Bedeutung als Körperstütze besass und einer stärkeren Verknöcherung unterlag, somit auf höherer Entwicklungsstufe stand.

Dass sich bei den Apoden auffallend starke Fortsätze zur Verbindung der Wirbel unter sich vorfinden, wird uns nicht wunderbar erscheinen, wenn wir bedenken, dass die tief bikonkaven Wirbel nur durch ein schmales Intervertebralligament zusammengehalten werden, denn die Chorda, die ein gallertiges Ausfüllsel der Körper bildet, kann nur in beschränktem Sinne als verbindendes Medium angesehen werden. Ein stärkerer Bau des Axenskelets, wie ihn die Dero-tremen zeigen, bringt eine Verstärkung obiger Bänder mit sich und bedingt Atrophie der Fortsätze, die bei Wirbeln von procölem oder opisthocölem Charakter, bei denen ein echtes Gelenk die Teile verbindet, nie vorhanden sind. Welche Teile zu dieser Funktion bei den Gymnophionen hinzugezogen wurden, wird später erörtert werden.

III. Beschreibung der Wirbel.

Bei der Betrachtung der einzelnen Wirbel der verschiedenen Arten zeigen sich einige Unterschiede. Um zuerst von den Rumpfwirbeln zu sprechen (der Atlas wird später beschrieben werden), so hat mir Herr Professor WIEDERSHEIM dafür folgendes Material gütigst zur Verfügung gestellt:

- Siphonops annulatus*
 „ *thomensis*
 „ *indistinctus*
Uraeotyphlus oxyurus (?)
Caecilia rostrata
Ichthyophis glutinosus.

Beginnen wir mit der Besprechung der Wirbel von *Siphonops annulatus*, Fig. 1—7.

Ein Wirbel aus der Mitte des Körpers, Fig. 1—4, etwa der 45., zeigt einen gedrungenen, tief bikonkaven Körper, der vorn und hinten breit, in der Mitte eingeschnürt ist, so dass er die Gestalt einer Sanduhr besitzt. Auf der ventralen Seite trägt er einen medianen Kamm, der kaudalwärts von der Einschnürung höher und schärfer wird und pfeilspitzenförmig endet. Diese Spitze, die wir als Processus inferior posterior bezeichnen können, bildet den hintersten und höchsten Punkt des Corpus vertebrae. Von hinten gesehen hat also der Körper eine dreieckige Gestalt, mit der Spitze ventral, während er vorn mehr als queres Oval erscheint. Hier fehlt

die ventrale Hervorragung, da der oben erwähnte Kiel sich nach vorn abflacht und in drei Teile spaltet: der mediale läuft am Vorder- rand des Wirbelkörpers aus, zwei laterale zweigen sich etwas vor der Mitte in spitzem Winkel ab und überragen den vorderen Rand weit als *Processus inferiores anteriores*. Diese sind kräftig entwickelt, laufen erst in der angegebenen Richtung nach aussen, vorn und etwas abwärts, biegen dann, nachdem sie den Körper etwa um die Hälfte ihrer Länge überragt haben, direkt nach vorn um, so dass sie einander parallel gerichtet sind und enden abgerundet. Sie fassen den hinteren unteren Fortsatz des vorhergehenden Wirbels zwischen sich. An der hinteren, äusseren Seite des Winkels findet sich eine



Fig. 1.



Fig. 2.

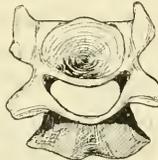


Fig. 3.

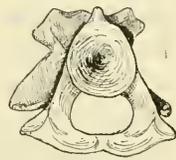


Fig. 4.

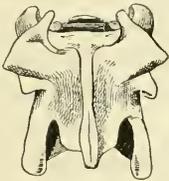


Fig. 5.

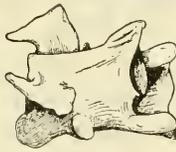


Fig. 6.

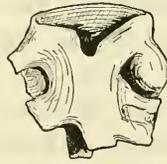


Fig. 7.

kleine Protuberanz, die eine glatte, mit Knorpel überzogene Fläche trägt zur Artikulation mit dem *Capitulum costae*. Sie bildet die Spitze des *Processus transversus inferior*, der mit obigem Fortsatz verwachsen ist, aber durch eine tiefe Furche von ihm in ihrem parallelen Laufe getrennt; so scheint er die laterale Hälfte des *Processus infer. anter.* zu bilden. Sein Ursprung findet sich am Körper lateral, dorsal von dem des letzteren.

Dorsal schliesst sich an das *Corpus* der Bogen an. Er ist durchaus breiter als dieses, so dass der ganze Wirbel, besonders in der Ansicht von hinten, einen gleichseitig dreieckigen Querschnitt zeigt, dessen Basis eben der Bogen bildet. Dieser schliesst den halbmondförmigen Rückenmarkskanal ein. Er ist ebenfalls in der

Mitte stark eingeschnürt, flach konvex gewölbt, vorn in einen stumpfen medialen Vorsprung auslaufend, ohne Andeutung eines Dornfortsatzes, sondern mit einer von zwei flachen Leisten eingefassten Furche in der Mitte. Vorn seitlich setzen sich scharf ab die Processus articulares anteriores, welche die längsovalen nach vorn, aussen und etwas nach oben gerichteten Gelenkflächen zur Verbindung mit dem nächstvorderen Wirbel tragen. Ihre vorderste Spitze überragt den cranialsten Punkt des Bogens. Caudal und etwas ventral von ihnen, durch eine Einsenkung getrennt, zeigen sich die Processus transversi superiores, kleine nach aussen sehende Höcker, ventral gesehen etwas schärfer von den Gelenkfortsätzen abgesetzt. Auf ihnen finden sich die kleinen, nach innen, hinten und unten schauenden Artikulationsflächen für das Tuberculum costae. Hinter diesen Fortsätzen befindet sich die Einschnürung des Bogens. Weiter caudal wird er dann wieder breiter, ragt über den Körper heraus und endet mit scharfem, ausgebogenem Rand. Von der Stelle an, wo er das Corpus überragt, treten seitlich die den vorderen analog gebauten hinteren Gelenkfortsätze auf, welche die Processus anter. infer. des folgenden Wirbels decken. Ihre Flächen sind nach unten, hinten und innen gerichtet.

Nach dem Schädel zu werden die Wirbel gemäss der stärkeren Ausbildung und Differenzierung der Skelettmuskulatur in der Kopfgegend kräftiger, kürzer und höher. Der Dornfortsatz des Corpus beginnt gleich vorn spitz, ist schärfer und zeigt hinten auf seiner Höhe eine mediale Einsenkung. Die unteren vorderen Fortsätze sind robuster, ragen aber weniger über den Vorderrand des Wirbelkörpers heraus, da dieser cranial weiter ausgezogen ist und statt im nach vorn offenen Bogen gerade abschliesst. Die unteren Querfortsätze sind deutlicher abgesetzt, die trennende Furche besser ausgeprägt. Am zweiten Wirbel, Fig. 5 und 6, der sich am meisten von der allgemeinen Gestaltung entfernt, bildet der Komplex dieser Fortsätze zwei rhombische Flügel, die vom Körper nach aussen abstehen, nach vorn die wieder schwächeren Processus infer. anter. tragen, nach hinten ziemlich weit entfernt die Gelenkflächen für das Rippenköpfchen, so dass wir an die Verhältnisse bei *Siren* erinnert werden, wo ein scharfer Kamm diese beiden durch einen weiten Zwischenraum getrennten Fortsätze verbindet. Alle Teile sind, je weiter wir nach vorn kommen, stärker entwickelt; der obere Bogen ist steiler gewölbt, trägt hier sogar einen niedrigen Dornfortsatz, der in der vorderen Hälfte am deutlichsten ist, nach hinten in den

Ausschnitt des Bogens ausläuft. Am zweiten Wirbel ist er am besten ausgeprägt. Spuren finden sich noch am vorderen Teil des 4.—6. Zwischen Processus transversus infer. und super. findet sich im Wirbelkörper ein Loch für den austretenden Spinalnerven, das allmählich an den vorderen Rand rückt, zur Incisur wird (Wirbel 12) und dann ganz verschwindet.

Nach hinten zu flachen sich die Wirbel immer mehr ab, alle Fortsätze werden rudimentär; der ventrale Kamm wird niedriger, erst hinter der Einschnürung deutlich, bis auch seine Spitze schwindet; die Processus infer. anter. verlieren ihre geschwungene Form, bilden sich zu spitzen Stacheln zurück, endlich kann man auch von ihnen keine Spur mehr entdecken. Ebenso geht es mit dem unteren Querfortsatz, der allmählich entsprechend den rudimentär werdenden Rippen nach hinten gerückt war. Endlich artikuliert die einköpfige Rippe nur noch mit einer an der Seite des Bogens befindlichen muldenförmigen, mit Knorpel ausgekleideten Grube. Der Körper wird immer kürzer, während der Bogen nicht in demselben Verhältnis atrophiert und dem Wirbel eine ringförmige Gestalt verleiht. In gleicher Weise finden sich an den letzten Wirbeln auch keine Gelenk- und obere Quer-

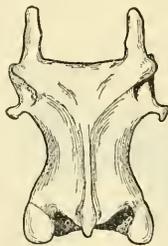


Fig. 8.

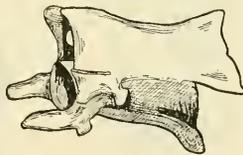


Fig. 9.

fortsätze mehr. Das letzte Knochenstück, Fig. 7, zeigt sich durch Concrenzenz mehrerer Wirbel entstanden; bei einem Exemplar konnte ich auf jeder Seite drei, an einem anderen fünf Gelenkgruben zur Aufnahme der Rippenrudimente nachweisen. Die knöcherne Verwachsung betrifft Bogen und Körper, und die Trennung der einzelnen Teile ist nur an den seitlichen Einbuchtungen und den Löchern für die austretenden Nerven erkennbar.

Der Uebergang zu diesen rudimentären Wirbeln ist ziemlich schnell; an einem Exemplar war noch der fünftletzte ziemlich unverändert — natürlich variiert dies ebenso stark, wie die Zahl der rückgebildeten Wirbel, da in regressiver Metamorphose begriffene Organe am meisten Veränderungen ausgesetzt sind.

Siphonops indistinctus, Fig. 8—9, zeigt durchweg kräftigeren Wirbelbau, als die eben besprochene Art. Der Körper ist kürzer, die Fortsätze stärker ausgebildet. Das hintere untere spitzenförmige Ende des ventralen Kammes überragt den Wirbelkörper weit und

legt sich über den des nächsthinteren, so dass es in der Seitenansicht hinter dessen vorderen unteren Fortsätzen erscheint, wie es WIEDERSHEIM in seiner Anatomie der Blindwühlen, Taf. IX, Fig. 87, abbildet. Die Processus infer. anter. haben gleich vom Verlassen des Körpers an parallele Richtung, sind nur durch eine seichte Furche vom unteren Querfortsatz getrennt, dessen Gelenkkopf aber seitlich stark prominirt. Der obere Processus transversus ist kräftig entwickelt, ziemlich lang, nach hinten gerichtet, knopfförmig endend. Der Dornfortsatz des Bogens ist stärker angedeutet und lässt sich etwas weiter caudalwärts verfolgen. Ebenso findet sich das Loch für den Nerv noch an weiter nach hinten gelegenen Wirbeln, als es bei *Siphonops annulatus* der Fall war. Kurz, die Rückenwirbel haben mehr den Charakter der vorderen der vorigen Art.

Noch eigentümlichere Verhältnisse trifft man bei *Siphonops thomensis*, Fig. 10—11. Während hier nämlich der Processus spi-



Fig. 10.

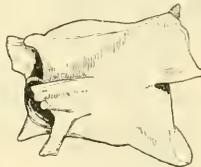


Fig. 11.

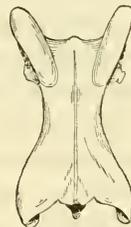


Fig. 12.



Fig. 13.

nosus des Bogens bei allen Wirbeln auftritt und in der Gegend der Einschnürung seine höchste Stelle erreicht, während der untere Kiel sehr hoch und schmal ist und weit auf den folgenden Wirbel übergreift, zeigen die Processus infer. anter. die Knickung überhaupt nicht, verlaufen also nach vorn und aussen. Alle Fortsätze sind kräftig, der untere Querfortsatz wenig abgesetzt, der obere aber, besonders auf der Unterfläche der vorderen Gelenkhöcker als starke Leiste vorspringend und nach vorn ragend. Er liegt mehr an der ventralen Seite der Processus artic. anter. und ragt seitlich wenig hervor. Auch ein Loch für den Nervus spinalis konnte ich nirgends entdecken. Während *Siphonops* sich noch durch verhältnissmässig kräftigen Knochenbau des Axenskelets auszeichnet, finden wir die Wirbel bei *Uraeotyphlus oxyurus* (s. *Caccilia oxyura*), Fig. 12—13, zarter, schlanker, nicht so stark eingeschnürt. Der ventrale Kamm ist flach, seine caudale Erhebung überragt aber das Ende des Wirbelkörpers weit. Die Processus infer. anter. zeigen

geringe Entwicklung; sie verlaufen schräg nach vorn und aussen, ohne sich im Laufe zu nähern, sind schräg abgestumpft und lassen die Concrescenz nur durch eine undeutliche Furche erkennen. Der Bogen ist ebenfalls schmaler, vorn medial in eine Spitze ausgezogen, trägt einen flachen Dornfortsatz, der hinten einer Einsenkung Platz macht, welche die vordere Spitze aufnimmt. Die vorderen Gelenkfortsätze sind sehr lang, schmal, überragen den Bogen in seiner kranialen Erhebung um ein Drittel ihrer Länge. Der obere Gelenkhöcker ist hier ebenfalls mehr ventral als seitlich gelegen und relativ kräftig entwickelt. Nach Kopf und Schwanz zu finden sich stets dieselben Umbildungen, wie sie bei *Siphonops annulatus* geschildert wurden: im ersteren Fall eine stärkere Entwicklung aller Fortsätze, im letzteren ein Rudimentärwerden derselben und Abflachung des Wirbels.



Fig. 14.



Fig. 15.

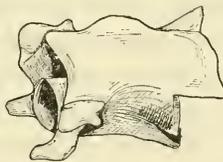


Fig. 16.



Fig. 17.

Ganz ebenso verhält sich *Caecilia rostrata*, Fig. 14. Auch hier fehlt die Schärfe des unteren Kammes; die Wirbel unterscheiden sich von denen der vorigen Art nur durch stärkere Processus infer. anter., die hier wieder winkelig gebogen sind, und des Dornfortsatzes, während die oberen Querfortsätze schlechter ausgebildet sind.

Ichthyophis glutinosus, Fig. 15—17, nähert sich wieder den Siphonopsarten. Die Wirbel sind kräftiger, als bei *Caecilia*, nicht so langgestreckt; die Spina des Körpers ist schärfer, die vorderen unteren Fortsätze lang, in stumpferem Winkel nach aussen laufend, als es *Siphonops* zeigte, bald nach innen umbiegend und nach der Mittellinie konvergierend; die hinteren sind auffallend wenig prominent. Die Querfortsätze sind am schwächsten von allen untersuchten Schleichenlurchen entwickelt, die unteren fest mit dem Processus infer. anter. verwachsen, die oberen stellen schwache Höcker dar an der hinteren, äusseren Fläche der vorderen Zygapophysen. Die näher am Schädel gelegenen Wirbel zeichnen sich besonders durch einen starken, vor der Mitte sich buckelartig erhebenden, hinten in

eine Spitze auslaufenden Dornfortsatz aus, sodann durch etwas besser entwickelte Querfortsätze und durch das Loch für den Spinalnerven.

Eine Larve von *Ichthyophis*, Fig. 18—19, etwa 10 cm lang, zeigt noch sehr geringe Verknöcherung, besonders ist die ventrale Leiste noch gar nicht gebildet. Der Wirbelkörper bildet einen sanduhrförmigen Doppelkegel, von dessen Einschnürung aus rings um den Bogen ein schmaler dickerer Knochenstreif läuft, an den Seiten einen Ausläufer zum oberen Querfortsatz sendend. Dieser ist besser entwickelt als beim erwachsenen Tier, auch der untere ist deutlich von dem hier nach vorn sehenden *Processus infer. anter.* getrennt und zeigt so den Ursprung



Fig. 18.



Fig. 19.

des späterhin einheitlichen Fortsatzes an. Was die oben erwähnte Knochenleiste betrifft, so ist sie vielleicht der homogenen Knochenleiste homolog, die GEGENBAUR (15) um die Mitte der Wirbelkörper der Salamandrinen herum antraf und als erstes Skelet des Wirbels auffasst; es ist allerdings da nicht gesagt, ob die Lamelle auch um den Bogen herum lief, doch darüber werden wohl histologische Untersuchungen Auskunft geben, die über die Wirbelsäule der Blindwühlen im Gang sind und später werden veröffentlicht werden.

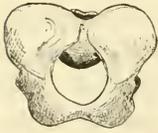


Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 22.



Fig. 23.

Bevor wir zum Vergleich der einzelnen Arten übergehen, müssen wir noch einen Blick auf den Atlas werfen.

Der Atlas hat in Folge seiner Verbindung mit dem Schädel bedeutende Umwandlungen erleiden müssen, unterscheidet sich also beträchtlich von den übrigen Rumpfwirbeln, aber auch von den ersten Wirbeln der übrigen Urodelen.

Es liegt mir der Atlas von *Siphonops annulatus* und einem jungen *Ichthyophis* vor.

Ersterer, Fig. 20—23, zeigt einen kurzen, hinten konkav aus-

gehöhlten Körper, der vorn seinen Abschluss findet in den sich über ihn hinwegerstreckenden Gelenkflächen zur Verbindung mit dem Schädel. Der Bogen ist in seinem hinteren Teile ganz wie an den übrigen Wirbeln gestaltet, trägt also auf der Ventralseite die *Processus articul. poster.* und ist etwas ausgeschnitten. Ein Dornfortsatz fehlt, ebenso die *craniale mediale* Erhebung. An derselben Stelle, wo die vorderen Gelenkfacetten an den Rumpfwirbeln beginnen, haben die Flächen, welche die Verbindung mit dem Occiput herstellen, ihren Ursprung. Sie bilden starke scheibenartige Fortsätze, die in schönem breitem Bogen — in seitlicher Richtung geben sie die breiteste Partie des Atlas ab — sich abwärts zum Körper begeben, wo sie sich in der Mittellinie fast berühren, nur nach oben und unten eine kleine Stelle freilassend. Ein *Processus odontoides* ist also im Gegensatz zu den anderen Urodelen auch nicht andeutungsweise vorhanden. Diese Facetten sind mit Knorpel überzogen und in einer Richtung, die Anfangs von oben, hinten, lateral nach unten, vorn, medial geht und später horizontal wird, cylinderförmig vertieft. An ihrem Ursprung am Bogen findet man einen schmalen, sie eine Strecke begleitenden Fortsatz, der abgerundet abschliesst und seiner Lage nach (hinter dem Gelenkfortsatz und etwas unterhalb desselben) wohl als Rudiment des *Processus transv. super.* anzusprechen ist. Die Ventralseite zeigt uns die starken Ansätze der Gelenkscheiben an den Körper, über dessen vordere zwei Drittel sie sich ausbreiten, eine flache Delle zwischen sich lassend; caudal gesehen findet man eine von den Seiten des Wirbelkörpers ausgehende, auf der Unterseite der Gelenkflächen hinziehende und zu ihrer Verstärkung dienende Leiste, die sich nach den Seiten zu gabelt und mit den Rändern der Fortsätze tiefe Gruben einschliesst. Vielleicht ist dies der letzte Rest der *Processus infer. anter.* und *transvers. infer.*

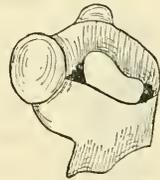


Fig. 24.

Der Atlas der 10 cm langen *Ichthyophistarve*, Fig. 24, zeichnet sich durch Zartheit und geringe Verknöcherung aus, so dass die feineren Strukturverhältnisse noch nicht erkennbar sind. Besonders ist der Körper noch sehr schwach entwickelt, der Bogen daher unverhältnissmässig umfangreich, wie es sich ja auch bei den übrigen Wirbeln fand. Daher kommt es, dass die vorderen Gelenkfortsätze erst ziemlich weit unten am Bogen entspringen; erst im Laufe der Entwicklung breiten sie sich über einen grösseren Teil desselben aus, falls *Ichthyophis* erwachsen dieselben Verhältnisse darbietet, wie

Siphonops. Ich zweifle nicht daran, habe aber noch keinen Atlas einer ausgewachsenen *Ichthyophis* untersucht. Auch cranial ist noch ein breiterer Raum zwischen den Facetten, der aber ebenfalls keine Spur eines Zahnfortsatzes erkennen lässt. Der Processus transv. super. ist noch nicht zu sehen, die Leiste unten am Gelenkfortsatz erst schwach entwickelt.

Es fällt also am Atlas der Blindwühlen gegenüber den Rumpfwirbeln der Mangel von Rippen und ausgebildeten Querfortsätzen, sowie die Umbildung der vorderen Zygapophysen, gegenüber dem entsprechenden Wirbel der übrigen Urodelen der völlige Mangel eines Zahnfortsatzes auf.

Rippen und lange Querfortsätze weist kein Atlas auf, was aus seiner Funktion, die Verbindung mit dem beweglichen Schädel herzustellen, leicht einzusehen ist.

Die Gelenkfortsätze lässt WIEDERSHEIM aus der Concreescenz der beiden Processus transversi entstehen und glaubte dieses Verhältniss an einem zweiten Wirbel von *Siphonops indistinctus*, bei dem diese Fortsätze durch eine Knochenbrücke verbunden waren, vorgebildet. Allerdings verbreitern sich die unteren vorderen Vorsprünge nach dem Kopfe zu stark, aber dies kann auf einer stärkeren Differenzierung der Muskeln am vorderen Körperabschnitt beruhen und den auf den ersten Blick sehr plausibel erscheinenden Uebergang in die Gelenkfacetten des Atlas vortäuschen. Dann



Fig. 25.

haben wir aber auch die Schwierigkeit, erklären zu müssen, wie die vorderen Zygapophysen schwanden und ihre Funktion anderen, hinter ihnen gelegenen Teilen übertrugen. Ich glaube, dass der Ursprung der Facetten an derselben Stelle, wo an den anderen Wirbeln die vorderen Gelenkfortsätze beginnen, sowie eben ihre Funktion wohl mehr dafür spricht, dass wir es mit Processus artic. anter. zu thun haben, die mit der Ausbildung des Schädels an Ausdehnung gewannen und ihre Richtung änderten. Auch die relativ wohl ausgebildeten Querfortsätze bei anderen Urodelen, z. B. bei *Menobranchus*, Fig. 25, der sich den Cäcilien auch durch geringe Entwicklung seines Processus odontoides nähert, und bei welchem Parapophyse und Diapophyse durchaus getrennt von den Gelenkfacetten sind, — und diese Gelenkflächen sind doch wohl bei Gymnophionen und Perennibranchiaten gleichzustellen — sprechen gegen die Entstehung aus der Verwachsung der Querfortsätze. Sehen wir doch selbst bei *Siphonops annulatus* Rudimente des oberen und vielleicht auch

unteren Processus transv., die gemäss ihrer Lage an der vorderen Hälfte des Wirbels zur Unterstützung der Gelenkscheiben hinzugezogen wurden. Allerdings fehlen die seitlichen Fortsätze vollständig am Atlas von *Amphiuma*, Fig. 26, allein da zeigt der erste Wirbel von *Siphonops* und besonders *Triton cristatus* sehr gut (Fig. 27) den Uebergang vom Rudimentärwerden bis zum völligen Schwund. Die Gelenkfacetten des Atlas sind also modifizierte vordere Gelenkfortsätze. Wir hätten dann bei den Caecilien, wo sie hoch am Bogen entspringen, ein primitives Verhalten und z. B. bei *Menobranchus*, wo sie ganz auf das Vorderende des Körpers herabgerutscht sind, eine sekundäre Bildung.

Der Grund, weshalb die Gymnophionen auf dieser ursprünglichen Stufe stehen blieben, ist wohl ebenso in der freieren Beweglichkeit des Kopfes zu suchen, wie der für den Mangel eines Zahnfortsatzes. Während *Amphiuma* einen langen, starken, knopfförmig endenden und mit Gelenkflächen versehenen Processus odontoides besitzt, *Menobranchus* und *Proteus* einen kleineren aufweisen, findet sich bei *Siphonops* keine Spur davon, im Gegenteil sind die beiden Facetten durch eine seichte Furche getrennt.

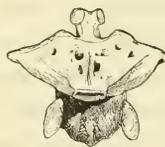


Fig. 26.



Fig. 27.

Ob nun der Zahnfortsatz — sei es, dass er dem Atlaskörper oder nach ALBRECHT (1) dem Basisoccipitale entspricht — sich gar nicht mit dem Körper des ersten Wirbels vereinigt, oder ob er rudimentär wird, das müssen embryologische Untersuchungen zeigen. Der Grund liegt wohl, wie erwähnt, in der Nothwendigkeit, möglichst ausgiebige Beweglichkeit zu erzielen. Beim Graben musste der Kopf sich nach allen Richtungen biegen können, und da ein starker Zahnfortsatz die Beweglichkeit bedeutend einschränkte, so schwand er vollständig, während bei anderen Urodelen, wo dieser Grund wegfiel, und nicht der Hautpanzer, sondern allein das Skelet die Stütze des Körpers abgeben musste, eine feste Verbindung zwischen Hinterhaupt und Atlas wohl von Nutzen war. Die breiten, sattelartig vertieften Gelenkflächen ermöglichen ebenfalls weite Beweglichkeit, indem sie Beugung des Kopfes nach allen Richtungen gestatten. So sind vielleicht auch diese Abweichungen aus der Lebensweise der Schleichenlurche zu erklären.

IV. Vergleich der Wirbel unter sich und mit denen anderer Arten.

Beim Vergleich der Wirbel der verschiedenen Gymnophionenarten unter sich finden sich nur geringfügige Unterschiede, wie dies auch bei einer in sich so abgeschlossenen Gruppe nicht anders zu erwarten war. Am wenigsten variieren die Zygapophysen; ihre Richtung nach vorn, aussen, oben bleibt konstant und gestattet eine ausgiebige schlängelnde Bewegung, wie sie beim Graben nützlich ist.

Sonst finden sich Verschiedenheiten im Habitus der Wirbel, indem die der Gattung *Caecilia* sich durch Schlankheit und Zartheit auszeichnen, während *Siphonops* und *Ichthyophis* derberen Bau aufweisen. Der ventrale Kamm ist am stärksten bei *Siphonops thomensis* entwickelt; hier ragt der Processus infer. poster. auch am weitesten über den folgenden Wirbel herüber — am schwächsten ist dieser Dornfortsatz bei *Caecilia* und *Uraeotyphlus*, bei denen nur der hintere Teil ausgebildet ist. Auch die vorderen unteren Fortsätze sind bei letzteren am zartesten, während sie sich bei *Siphonops thomensis* am kräftigsten zeigen. Länger sind sie bei den übrigen Arten, bei denen jeder in einem nach innen offenen Winkel gebogen ist. Die Processus transversi sind am längsten bei *Siphonops indistinctus*, dann folgen *S. thomensis*, *Caecilia*, bis *Ichthyophis* nur Andeutungen besitzt. Der Dornfortsatz des Bogens endlich findet sich nur bei *Siph. thomensis* an allen Wirbeln; *Caecilia* zeigt ihn schon nicht mehr so entwickelt; bei *Siph. indistinctus* und *Ichthyophis* beschränkt er sich auf die vorderen Wirbel, während ihn *Siph. annulatus* nur auf den ersten trägt.

Die vordersten Wirbel zeichnen sich dadurch aus, dass ihre Fortsätze am besten entwickelt sind. Es liegt auf der Hand, dass diese geringe Reduktion auf der dort noch besser differenzierten Muskulatur beruht. Da wir also diese Kleinheit der Fortsätze als eine durch das Graben sekundär entstandene Eigenschaft ansehen müssen, so werden diejenigen Wirbel die ursprüngliche Gestalt am besten bewahrt haben, welche die stärksten Fortsätze aufweisen. Die Reihe der Arten gestaltete sich dann, vom kräftigst entwickelten Wirbel begonnen, folgendermassen:

Siphonops thomensis, *indistinctus*, *Caecilia rostrata*, *Uraeotyphlus oryurus*, *S. annulatus*, *Ichthyophis glutinosus*.

Leider sind wir von der Biologie der einzelnen Arten so wenig unterrichtet, dass wir diese Unterschiede im Bau nicht in ihrer Bedeutung zu verstehen vermögen. Ich bin weit entfernt, *Siphonops thomen-*

sis als die „älteste“ Form hinzustellen, zumal die Vettern SARASIN auf embryologische Ergebnisse hin *Ichthyophis* und *Uraeotyphlus* für die ursprünglichsten Arten ansprechen; ich kann nur sagen, dass die oben erwähnte Blindwühle in ihrer Wirbelsäule die primitivsten Verhältnisse zeigt, während die indische Art hierin sich am weitesten vom Urodelentypus entfernt. Und es ist doch nicht die Art die älteste, die am meisten Eigenheiten aufweist, sondern die, welche sich der allgemeinen Gestalt am bedeutendsten nähert. Ist doch die Frage nach der „ältesten“ und „niedersten“ Art überhaupt ohne Bedeutung; die eine Form hat die eine alte Eigenschaft sich bewahrt, während bei einer zweiten ein anderes Organ sich unverändert erhalten hat und das erste sich infolge der biologischen Verhältnisse weiter ausbildete; jede Art ist, sit venia verbo, für ihren Beruf gleich tauglich und gleich modern gestaltet. Dass bei den Schleichenlurchen die Wirbelsäule primitive Verhältnisse aufweist, liegt, wie wir gesehen haben, in dem stark entwickelten Hautpanzer; wenn man deshalb diese Gattung als den niedersten Typus aller Kriechthiere hinstellen will, so bedenke man, dass ihr Gehirn eine Entwicklung zeigt, wie sie von keinem Amphibium erreicht wird, und das ist ein Organ, welches von unserem menschlichen Standpunkte aus von höchster Bedeutung für die Stellung der Tiere ist.

Auch für die Klassifikation der Apoden bietet die Wirbelsäule keine Anhaltspunkte, nähert sich doch *Siphonops annulatus* mehr dem *Ichthyophis*, als seinen nächsten Verwandten; immerhin erweisen sich *Siphonops thomensis* und *indistinctus*, ferner *Caecilia* und *Uraeotyphlus* als zusammengehörig. Die charakteristischen Unterschiede finden sich eben in Organen, die von neuer Bildung und in verschiedener Entwicklung bei den einzelnen Arten zu treffen sind. Je mehr man sich der feineren Klassifikation nähert, desto mehr wird man zu rezenten, durch Anpassung entstandenen Eigenschaften seine Zuflucht nehmen, bis die neuesten im Kampf um's Dasein erworbenen Charaktere selbst noch keine Scheidung in Art und Unterart gestatten, — bei der Aufstellung grösserer Gruppen wird man hingegen mehr die auf Vererbung beruhenden Aehnlichkeiten zu berücksichtigen haben. So werden wir die Eigenschaften, in denen sich die Gymnophionen von den übrigen Urodelen unterscheiden, auch nicht als neue Bildungen, sondern als altererbt, freilich durch ihre Lebensweise gewaltig modifizirt, anzusehen haben, wenn auch gerade die primitivsten Charaktere, wie oben erwähnt, wohl durch Rückschlag zu erklären sind.

Die hauptsächlichste Abweichung vom Urodelentypus ist der scharfe Kiel am Wirbelkörper und die unteren Fortsätze. Beide Eigenschaften finden sich in geringerer Entwicklung bei *Siren*, Fig. 28, und *Amphiura*, Fig. 29, wieder, was diese näher mit den Blindwühlen verbindet, ein ventraler Kamm auch bei *Menobranchus*. Die funktionelle Bedeutung dieser Teile ist oben besprochen, ihre Herkunft hat schon MIVART gezeigt und ist bei *Siren*, der ein Sakralwirbel fehlt, besonders gut zu beobachten. Der untere Dornfortsatz geht nämlich, indem er sich spaltet, unmittelbar in die unteren Bogen des Schwanzes über. Schwerer ist die Deutung der Processus infer. anter. MIVART (24) rechnet sie zu dem System der Hämaphysen, dem „hypaxialen“, und homologisirt sie merkwürdigerweise mit ebensolchen Fortsätzen, die an der Caudalseite der Wirbel von *Spelerpes rubra* sich finden. Auf keinen Fall sind sie mit den unteren Querfortsätzen zu identifizieren; schon bei unseren Apoden



Fig. 28.

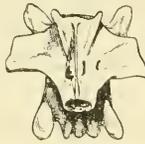


Fig. 29.

durch eine Furche mehr oder weniger von diesen getrennt, treten sie bei *Siren* nur entfernt und bei *Amphiura* gar nicht mehr in Verbindung. Leider fehlen sie an den letzten Rumpfwirbeln dieser Amphibien, so dass man direkt ihren Uebergang in die unteren Bogen beweisen könnte, allein ihr Ursprung von der hypaxialen Leiste weist sie wohl sicher den Hämaphysen zu.

Die Gymnophionen besitzen also an allen Wirbeln Reste der unteren Bogen, die mit den zweiköpfigen Rippen in keiner näheren Verbindung stehen. Somit fällt DOLLO's (12) Hypothese, die den ventralen Theil der Rippe aus den Hämaphysen entstehen lassen will und als einen Beweisgrund die Thatsache betrachtet, dass an Wirbeln, die Andeutungen von unteren Bogen besäßen, sich nur einköpfige Rippen fänden. Da Rippen und Querfortsätze eines Ursprunges sind, so müssen wir die Frage der Morphologie der Rippen hier streifen. Um etwas über die Gestalt voranzunehmen, so sind diese bei den Gymnophionen zart, dünn und exquisit zweiköpfig infolge des weiten Abstandes der Querfortsätze. Letzteres wird wohl seinen Grund in dem oben erwähnten Bestreben haben, die Fortsätze am Wirbel möglichst kurz zu gestalten, so dass eine nahe am Körper gelegene Verbindung mit den freien Theilen entstand, und in dem

Auswachsen des Processus infer. anter., der zur Verstärkung den unteren Processus transversus mit sich zog und so dessen Gelenkfläche von der des oberen entfernte.

WIEDERSHEIM hält den dorsalen Theil der Rippe, die sich bekanntlich aus zwei getrennt sich anlegenden Stücken bildet, für eine neue Erwerbung, die sich von den Amphibien an durch die ganze Wirbeltierreihe findet, den ventralen homologisierte er früher mit den Ganoidenrippen. Da aber letztere sich nach dem Schwanz zu unteren Bogen zusammenschliessen, die Hämapophysen durch den Wirbelthiertypus gleichwerthig sind, und die Amphibienrippen nichts mit Hypapophysenbildungen zu schaffen haben, so stellte sich auch diese Ansicht als unhaltbar heraus. Wir brauchen nicht, wie HATSCHKE (20) es will, die ganze Urodelenrippe als etwas Neues anzusehen, sondern finden diese Verhältnisse — auch WIEDERSHEIM vertritt diese Meinung in der neuesten Auflage seines Grundrisses — bei *Polypterus* (HATSCHKE), *Cottus* (A. MÜLLER 25) und den Selachiern vorgebildet; bei allen diesen stellen die Rippen Bildungen dar, die nicht in die unteren Bogen übergehen. Die Zweiteilung bei den Amphibien erklärt sich A. MÜLLER so, dass er die Rippen den unteren und oberen Bogen gleichsetzt, den Wirbel in vier gleichwertige Teile zerlegt, von denen jeder zwei Fortsätze besitzt, die sich mit dem entsprechenden des nächstgelegenen Quadranten verbinden. Wenn die Hämapophysen den Neurapophysen oder oberen Bogen auch homolog sind, so haben uns doch die Untersuchungen von GOETTE (17) und FICK (13) gelehrt, dass die Rippen aus verknöcherten Myocommaten entstehen und somit zum Wirbel selbst eigentlich gar nicht gehören. Auch der Umstand, dass das Capitulum stets am Bogen, also einem Fortsatz, inseriert, spricht gegen MÜLLER's Ansicht, so gestreich sie ist. Vielleicht haben wir in den Gräten der Fische den Ursprung des dorsalen Teils zu suchen.

Die Paläontologie giebt uns darüber keine Auskunft. Wie bei den rezenten Arten, finden wir zwei- und scheinbar einköpfige Rippen von jeder Gestalt; die von *Hyllonomus* und aus der hinteren Rumpfregion von *Discosaurus*, wie sie CREDNER (8) in seinen „Urvierfüsslern“, Fig. 34 und 36, abbildet, ähneln sogar sehr denen unserer Blindwühlen. Doch zeigen uns die rhachitomen Stegocephalen, dass die unteren Fortsätze der Wirbel keine Neubildungen der Gymnophionen sind. So besitzen *Chelydosaurus* und *Archegosaurus* ihr Homologon für den unteren Bogen, das Hypocentrum pleurale (nach FRITSCH) nicht nur in der Schwanzgegend.

Es besteht also jeder Rumpfwirbel, und beim Atlas werden sich die Teile auch nachweisen lassen, aus folgenden Stücken.

- I. Oberer Bogen, gebildet aus den beiden Schenkeln und dem ebenfalls paarig angelegten Dornfortsatz.
- II. Körper mit den seitlichen Rippenanhängen. Nach COPE (6) ist der Wirbelkörper der Amphibien aus dem Intercentrum der Rhachitomen entstanden.
- III. Unterer Bogen, auch aus 2 seitlichen Teilen und einem Processus spinosus zusammengesetzt.

Bei den Gymnophionen finden wir also den Wirbel noch am vollständigsten.

Natürlich hat man auch in den Versteinerungen nach Vorfahren einer scheinbar so abweichend gebildeten Gruppe gesucht, glaubte bald ähnlich gestaltete Wesen gefunden zu haben, bald stellte sich die Hoffnung als getäuscht heraus. Uns legt die geringe Abweichung der Blindwühlenwirbelsäule von der der übrigen Urodelen den Gedanken nahe, dass sie sich erst verhältnismässig spät abgezweigt haben, und dass wir kaum hoffen dürfen, in alten fusslosen Lurchen ihre Voreltern zu finden. Jedenfalls sind die Aistopoden aus der Permzeit nicht mit ihnen verwandt, wie HAECKEL (19) vermutet. Auf den ersten Blick hin hat die Aehnlichkeit der Wirbel, die FRITSCH (14) in seinem grossartigen Werke abbildet, allerdings etwas Bestechendes; der breite Bogen mit den gut entwickelten Gelenkfortsätzen und dem flachen Dornfortsatz scheinen beiden Familien eigentümlich zu sein, allein bei näherer Einsicht ergeben sich doch wichtige Unterschiede. Die Aistopoden besitzen einen langen rippenlosen Schwanz, der den Apoden ja ganz fehlt. Abgesehen von der völlig anderen Gestalt der Rippen sind auch die Processus transversi nicht ähnlich. Bei den ausgestorbenen Amphibien findet sich ein starker Querfortsatz, bei den Caecilien 2 rudimentäre. Die Leiste, die FRITSCH (Tafel XXII, Fig. 3, 1.) als Rudiment eines oberen Processus transv. ansieht, ist diesem nicht gleichzusetzen, da sie dorsal und medial vom vorderen Gelenkfortsatz liegt, während letzterer stets oberhalb der Querfortsätze sich befindet. Es scheint vielmehr in derselben Figur der seitliche Processus durch eine Riefe geteilt, durch Concrescenz beider Fortsätze entstanden zu sein, wie bei verwandten Gattungen, z. B. *Melanerpeton*, und allein der Rippe, deren proximales Ende nach Taf. XVIII, Fig. 3 und Taf. XXII, Fig. 9 ebenfalls geteilt erscheint, zum Ansatz gedient zu haben. Auch ist von den SARASIN darauf hingewiesen worden, dass sich bei

Larven von *Ichthyophis glutinosus* Rudimente der hinteren Extremitäten vorfinden, ein Beweis dafür, dass diese noch vor relativ kurzer Zeit vorhanden waren und den permischen Vorfahren jedenfalls zukamen — bei den Aistopoden finden sich aber nirgends Spuren von Fussknochen.

Auch *Discosaurus permianus*, der sich in seinem Schuppenkleid den Caecilien am meisten nähert, zeigt bezüglich seiner leider so schlecht erhaltenen Wirbelsäule keine Vergleichspunkte; die kurzen Querfortsätze und kleinen Rippen zeigen auch verwandte Gattungen.

Um auf COPE's Hypothese zurückzukommen, so ist zwar eine gewisse Aehnlichkeit in den Wirbeln bei Apoden und Amphiumiden vorhanden, aber keine grössere, als sie zwischen ihnen und *Siren* besteht, so dass die Ansicht dieses Forschers sich hauptsächlich auf entwicklungsgeschichtliche Thatsachen zu stützen hat.

So haben wir denn gesehen, dass die Gymnophionen als Urodelen, und zwar als umgewandelte Ichthyoden zu betrachten sind, die infolge ihrer unterirdischen Lebensweise mannigfacher Rückbildung in ihrem Wirbelbau unterworfen waren, aber auch, als ihr Axenskelet an Bedeutung verlor und im Kampf um's Dasein nicht mehr verändert wurde, manche alte Eigenschaft treu bewahrten, so dass wir nicht in der Wirbelsäule der übrigen Urodelen eine Erklärung für ihren Bau suchen dürfen, sondern umgekehrt in der der Apoden einen Schlüssel zum Verständniss des Amphibientypus besitzen, stets unter Berücksichtigung der biologischen Verhältnisse. Denn die Biologie weist uns den Weg, auf dem wir die mannigfache Gestaltung in der Organismenwelt verstehen können; sie lehrt uns, wie durch Anpassung die gewaltigen Veränderungen in ihrem Bau entstanden; sie lehrt uns Vererbung, Rückschlag und Konvergenz in ihren wechselseitigen Beziehungen erkennen und wird uns auch durch lange, mühsame Forschungen und Verarbeitung des Gewonnenen dem Ideal der Naturwissenschaften, die innersten Vorgänge des Körpers zu erfassen, näher und näher bringen.

Zum Schluss erlaube ich mir noch, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Hofrat WIEDERSHEIM, herzlichsten Dank auszusprechen für das reiche Material, das er mir überliess und anderweitig verschaffte, sowie für das Interesse, das er am Fortgang der Arbeit nahm, wobei er mich oft durch seinen Rat unterstützte.

Ausserdem danke ich noch Herrn Geheimrat HASSE in Breslau und Herrn Professor SEMON in Jena bestens für das gütigst zugesandte Material.

Verzeichniss der Textabbildungen.

-
- Fig. 1. Wirbel von *Siphonops annulatus* aus der Mitte, dorsal.
 " 2. " " " " " " " " ventral.
 " 3. " " " " " " " " cranial.
 " 4. " " " " " " " " caudal.
 " 5. Zweiter Wirbel von *Siphonops annulatus*, ventral.
 " 6. " " " " " " " " seitlich.
 " 7. Letzter " " " " " " " " ventral.
 " 8. Wirbel von *Siphonops indistinctus* aus der vorderen Rumpfgegend,
 ventral.
 " 9. derselbe, seitlich.
 " 10. Wirbel von *Siphonops thomensis* aus der vorderen Rumpfgegend, ventral.
 " 11. derselbe, seitlich.
 " 12. Wirbel von *Uracotyphlus oxyurus*, dorsal.
 " 13. " " " " " " " " ventral.
 " 14. " " *Caecilia rostrata*, ventral.
 " 15. " " *Ichthyophis glutinosus*, Mitte, ventral.
 " 16. " " " " " " " " Vorderende, dorsal.
 " 17. " " " " " " " " " " seitlich.
 " 18. " " " " " " " " Larve, ventral.
 " 19. " " " " " " " " " " seitlich.
 " 20. Atlas von *Siphonops annulatus*, cranial.
 " 21. " " " " " " " " caudal.
 " 22. " " " " " " " " " " seitlich.
 " 23. " " " " " " " " " " ventral.
 " 24. " " *Ichthyophis glutinosus*, Larve, seitlich und cranial.
 " 25. Erste 2 Wirbel von *Menobanchus*, seitlich.
 " 26. Atlas von *Amphiuma*, ventral.
 " 27. " " *Triton cristatus*, ventral.
 " 28. Wirbel von *Siren lacertina*, ventral.
 " 29. " " *Amphiuma*, ventral.
-

Literatur.

- 1) P. ALBRECHT. Der processus odontoides des Atlas bei Urodelen. Zentralblatt für mediz. Wissenschaft 1878.
- 2) BAUR. Ueber die Morphogenie der Wirbelsäule bei Amnioten. Biologisches Zentralblatt. VI, 12, 1886.
- 3) O. CARTIER. Beitrag z. Entwicklungsgeschichte d. Wirbelsäule. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie XXIV, Supplementband.
- 4) E. COPE. The Batrachia of the Permian Period of North-Amerika. 1884.
- 5) id. On the Structure and Affinities of the Amphiumidae. Proc. Americ. philos. society 1886.
- 6) id. The batrachian Intercentrum. Ibid. 1886.
- 7) id. Description of extinct Batrachia and Reptilia from the Permian Period of Texas. Ibid.
- 8) CREDNER. Die Stegocephalen aus d. Rothliegenden d. Plauenschen Grundes bei Dresden. Theil IV. Berlin 1883.
- 9) id. Die Urvierfüßler (Eotetrapoda) des sächsischen Rothliegenden. Berlin 1894.
- 10) CUVIER. Recherches sur les ossements fossiles.
- 11) DOLLO. Sur la Morphologie de la Colonne vertébrale. Travaux du Laboratoire de Wimereux 1892.
- 12) id. Sur la Morphologie des Côtes. Bulletin scient. de la France et de la Belgique XXIV, 1892.
- 13) FICK. Zur Entwicklungsgeschichte der Rippen und Querfortsätze. Archiv f. Anat. u. Physiologie 1879.
- 14) FRITSCH. Fauna der Gasköhle Böhmens. Prag 1879—1885.
- 15) GEGENBAUR. Untersuchungen zur vergl. Anatomie d. Wirbelsäule der Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.
- 16) id. Ueber Bau und Entwicklung der Wirbelsäule der Amphibien. Halle 1861.
- 17) GOETTE. Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
- 18) id. Beitr. z. vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbeltiere. Archiv f. mikrosk. Anatomie XV, 1878.
- 19) HAECKEL. Natürliche Schöpfungsgeschichte. Berlin 1889.
- 20) HATSCHEK. Die Rippen der Wirbelthiere. Verh. der anatom. Gesellsch. 1889.
- 21) HOFFMANN. Bronn's Klassen und Ordnungen d. Tierreichs. Amphibien und Reptilien. Leipzig und Heidelberg 1873—1883.
- 22) id. Zur Morphologie der Rippen. Beitr. z. vgl. Anatomie der Wirbeltiere IX.

- 23) KOLLMANN. Das Ueberwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotl. Verh. d. naturf. Gesellsch. Basel VII, 2.
- 24) MIVART. On the axial Skeleton of the Urodela. Proceedings of the Zool. society of London. 1870.
- 25) A. MÜLLER. Beobachtungen z. vergl. Anatomie d. Wirbelsäule. Archiv f. Anatomie und Physiol. 1853.
- 26) PARKER. On Amphibians, with some Speculations to the Origin of the various Groupes of Animals. 1886.
- 27) SARASIN: Ergebnisse naturwissenschaftl. Forschungen auf Ceylon 1884—1886. Band II.
- 28) C. SMALIAN. Beiträge zur Anatomie d. Amphisbäniden. Göttingen 1884.
- 29) STANNIUS. Zootomie der Amphibien. Berlin 1854.
- 30) STEINMANN-DOEDERLEIN. Elemente der Paläontologie. Leipzig 1890.
- 31) WIEDERSHEIM. Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
- 32) id. Lehrbuch der vergleich. Anatomie. Jena 1886.
- 33) id. Grundriss der vergleich. Anatomie. Jena 1893.
- 34) id. Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Genua 1875.
- 35) id. Labyrinthodon Rülimeyeri. Abhandl. d. schweizer paläontol. Gesellschaft V. Zürich 1878.
- 36) H. HARRIS WILDER. A Contribution to the Anatomy of *Siren lacertina*. Zoolog. Jahrbuch IV. 1891.
- 37) ZITTEL. Handbuch der Paläontologie. München und Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau](#)

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Peter Karl

Artikel/Article: [Die Wirbelsäule der Gymnophionen. 35-58](#)